植 物 分 类 学 报 39(3):248~259(2001)
Acta Phytotaxonomica Sinica

以礼草属的地理分布

蔡联炳
(中国科学院西北高原生物研究所 西宁 810001)

Geographical distribution of *Kengyilia* Yen et J. L. Yang(Poaceae)

CAI Lian-Bing
(*Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences*, Xining 810001)

Abstract On the principle of unity of the phylogeny and the geographical distribution in plants, the distribution centre, time and place of origin and formation of the modern distribution pattern of the genus *Kengyilia* are discussed in the present paper. *Kengyilia* is a small genus including 3 sections, 26 species and 6 varieties in Poaceae. The genus is distributed in China, Kazakhstan, Kirghizia, Tadzhikistan, Afghanistan and Iran. It adapts to the temperate habitats, and also exists in the environments of high elevation. According to Takhtajan's (1978) regionalization of the world flora, *Kengyilia* is distributed in the Eastern Asiatic Region and the Irano-Turanian Region of the Holarctic Kingdom. Six species occur in the Eastern Asiatic Region where endemic species are absent. In the Irano-Turanian Region there exist 26 species and 6 varieties, 26 of which are endemic taxa, and in this region the highest concentration of the taxa occurs in Tibet Province, with 19 species and 6 varieties. In China, according to Wu's(1979) regionalization of the Chinese flora, *Kengyilia* is found in 4 regions. Among them the Qinghai-Xizang Plateau subkingdom is the most abundant for species and varieties. The area totally has 16 species and 6 varieties, taking up 68% of the total taxa of *Kengyilia* and 75% of all taxa of Chinese *Kengyilia*, and these taxa include the primitive to the most advanced ones in the genus. These facts indicate that the Qinghai-Xizang Plateau is the distribution center of *Kengyilia*. The primitive section in *Kengyilia* is sect. *Kengyilia*, consisting of 9 species. It is highly centred in the Tianshan area where 5 species occur, of which *K. zhaosuensis* is the most primitive species in the genus. The relatively primitive section of the genus is sect. *Stenachyra* L. B. Cai which contains 10 species and 3 varieties. Two of its species also grow in Tianshan area. In Tianshan area, on the contrary, there is not the sect. *Hyalolepis* (Nevski) L. B. Cai which is considered as the most advanced section in the genus. Based on our study and relevant references, the closely related group of *Kengyilia* is the genus *Roegneria* C. Koch. Some species of *Roegneria* is not only distributed in Tianshan area, but also their habitats in the area agree with that of primitive species of *Kengyilia*. Moreover, since Tianshan Mountains were raised once more in the Neogene, the area had possessed the natural conditions to produce and multiply *Kengyilia* plants. Hence, this area is likely to be the origin place of *Kengyilia*. Before the Mesozoic, the ocean and land in Tianshan area changed greatly. Being a xerophytic genus, *Kengyilia* could not live in the environment of waters. From the Mesozoic to the end of the early Tertiary of Cenozoic, the crustal movement in Tianshan area was tending toward tranquility. Owing to the denudation, the original high mountains were leveled forming the primary plain. The landforms and environment in Tianshan area resembled those of its adjacent areas. Consequently, it was still unlikely

2000-12-19 收稿,2001-02-27 收修改稿。
基金项目:国家自然科学基金(39870090)和中国科学院生物分类区系学科发展特别支持费(No.9716)资助课题。

to cause the birth of *Kengyilia*. Only in the Neogene of Cenozoic and even in the early period of the Quaternary, the primary plain in Tianshan area began to rise rapidly. The tremendous changes of landforms and environment had taken place in the area. In the course of adapting to this change, the ancestor of *Kengyilia* produced probably the plant of the genus during this time. Besides, before the end of the early Tertiary, the climate in Tianshan area belonged to the subtropic type. The damp and hot climate was unfavourable to the birth of *Kengyila* which possesses the temperate characteristics; while only from the end of the early Tertiary, up to the end of the Neogene, the climate in the area was gradually getting into aridity and coolness, suitable for the existence and multiplication of *Kengyilia* plants. In addition, the origin time of *Kengyilia* fits in with the origin of its closely related genus and the fossil record of Poaceae. After *Kengyilia* originated from the Tianshan area, besides development and differentiation, it dispersed toward all directions. Nevertheless, owing to the limitations of the environment in these regions neighbouring to the Tianshan area, especially the separations of the Talimu Basin and the Zhungaer Basin, the dispersal of the genus seems to be in three main routes: the first route is along the western Tianshan Mountains, toward the southwest through the Pamirs; the second is along the eastern Tianshan Mountains, toward the southeast via the Qilian Mountains; the third is northward across the Alatao Mountains, along the Baerluke Mountains and toward the north by east via the Wurikexiayi Mountains. Among the three routes, the southwestward route is the mainest, while the northward the weakest. *Kengyilia* plant entered the Qinghai-Xizang Plateau from two sides of east and west by the southwestward and the southeastward routes. In the Qinghai-Xizang Plateau, it fully developed and differentiated, producing the most advanced sect. *Hyaloepis* (Nevski) L. B. Cai of the genus with the lifting of the plateau.

Key words *Kengyilia*; Geographical distribution; Origin; Dispersal

摘要 根据植物类群的地理分布与系统发育相统一的原理,本文讨论了以礼草属的分布中心、起源地、起源时间和现代分布格局的形成。以礼草属全世界约26种、6变种,隶属于3个组,主要分布于中国,哈萨克斯坦、吉尔吉斯斯坦、塔吉克斯坦、阿富汗和伊朗也有分布。其中,中国的青藏高原汇聚了该属的大多数种类,且不同等级和演化水平的类群均集居于此,使其成为该属的现代分布中心;而该属的原始类群、以及与原始类群很近缘的鹅观草属却分布在这一中心之外的天山地区,加之天山地区自新生代的晚第三纪再次抬升以来,具备了以礼草属发生和繁衍的自然条件,因而天山地区很可能就是该属的起源地,起源时间也可能在晚第三纪或第四纪初。以礼草属自天山起源后,扩散的途径大概有3条,其中西南向途径和东南向途径从东、西两侧侵入青藏高原,在青藏高原得到极度发展,并随着高原的继续隆起,进一步衍生出最高级的类群短穗组,从而形成了以礼草属现今的分布格局。

关键词 以礼草属;地理分布;起源;散布

以礼草属 *Kengyilia* 是禾本科 Poaceae 小麦族 Triticeae 的一个多年生属,全世界约26种、6变种。该属主要分布于青藏高原及其以北的毗邻地区，中亚一些国家、以及伊朗、阿富汗也有少量分布。本属植物喜生于山坡、草原、河谷、湖岸,具有较高的饲用价值和抗病、抗寒、耐旱、耐碱等性能,是目前高原地区草场、牧场引种栽培的好材料,也是农业上麦类作物杂交育种、品种改良的重要种质资源。

以礼草属花序顶生、穗状,小穗单生于穗轴各节,颖无芒或具短芒,外稃背部通常密被长柔毛。尤其其小穗阔短,非篦齿状排于穗轴,颖中肋隆起或稍具脊的特征与小麦族中较近缘的鹅观草属 *Roegneria* 和冰草属 *Agropyron* 也有明显区别。现有关该属的研究已积累了一定的资料,最近笔者又对该属作了修订,建立了新的分类系统,并用分支系统学的方

法对属下类群的系统发育关系初步进行了分析(蔡联炳,智力,1999;蔡联炳,1999)。而本文则正是在这一基础上,进一步对属的地理分布作深入探讨,试图通过对类群的性状演化、时空分布和地史、气候等因素的分析,阐明该属的分布中心、起源地点、起源时间、散布路线以及现代分布式样的成因等问题。

1 分类系统简介

以礼草属系由颜济和杨俊良(1990)根据 *Kengyilia gobicola* Yen et J. L. Yang 为模式而建立的。但建立该属后的 10 来年时间里,这个属的分类主要是以增加新种和新组合为主(蔡联炳,1996a,1996b;蔡联炳,崔大方,1995;颜济等,1995;陈守良,1994;杨俊良等,1993,1992;杨俊良,颜济,1992;陈守良等,1991;Baum *et al.*, 1991),其中改隶种数较多的属是鹅观草属和冰草属,特别是鹅观草属中的拟冰草组 sect. *Paragropyron* Keng et S. L. Chen 全部种被组合了过来(陈守良,1994;杨俊良等,1992;陈守良等,1991),可见以礼草属与鹅观草属是关系极为密切的两个类群。

在以礼草属的分类系统中,过去属下仅有种及种下等级的划分,而无属内次级划分。就种而言,其种的大小、概念也不一致,有些种间界限还十分模糊。针对这些存在问题,笔者近年在"以礼草属的分类研究"(蔡联炳,智力,1999)一文中,一方面对类群进行了重新订正、确认,另一方面在属下首次增设了组级划分,共分如下 3 个组:

组 1 **狭穗组**

sect. 1 ***Kengyilia***

穗状花序长于 5 cm,宽一般不超过 10 mm,略呈线形;小穗与穗轴近贴生;颖长于邻接稃体的一半(芒除外);花药黄色;植株较高大。本组包含 9 种,即:戈壁以礼草 *K. gobicola* Yen et J. L. Yang,长颖以礼草 *K. longiglumis* (Keng et S. L. Chen) J. L. Yang, Yen et Baum,昭苏以礼草 *K. zhaosuensis* J. L. Yang, Yen et Baum,沙湾以礼草 *K. shawanensis* L. B. Cai,阿勒泰以礼草 *K. alatavica* (Drobov) J. L. Yang, Yen et Baum,稀穗以礼草 *K. laxistachya* L. B. Cai et D. F. Cui,和静以礼草 *K. hejingensis* L. B. Cai et D. F. Cui,阿赖以礼草 *K. alaica* (Drobov) J. L. Yang, Yen et Baum,显芒以礼草 *K. obviaristata* (L. B. Cai) L. B. Cai。

组 2 **阔穗组**

sect. 2 ***Stenachyra*** L. B. Cai

穗状花序一般超过 5 cm 长、10 mm 宽,如窄狭则简短或弯曲而不呈线形;小穗与穗轴离生;颖长于或短于邻接稃体的一半(芒除外);花药黄色或带黑色;植株通常较高大。本组包含 10 种 3 变种,即:塔克拉干以礼草 *K. tahelacana* J. L. Yang, Yen et Baum,帕米尔以礼草 *K. pamirica* J. L. Yang, Yen et Baum,喀什以礼草 *K. kaschgarica* (D. F. Cui) L. B. Cai,大颖草 *K. grandiglumis* (Keng et S. L. Chen) J. L. Yang, Yen et Baum var. *grandiglumis*,疏穗以礼草 *K. grandiglumis* (Keng et S. L. Chen) J. L. Yang, Yen et Baum var. *laxiuscula* (Melderis) L. B. Cai,疏花以礼草 *K. laxiflora* (Keng et S. L. Chen) J. L. Yang, Yen et Baum,光花以礼草 *K. leiantha* (Keng et S. L. Chen) L. B. Cai,硬秆以礼草 *K. rigidula* (Keng et S. L. Chen) J. L. Yang, Yen et Baum var. *rigidula*,光轴以礼草

K. *rigidula* (Keng et S. L. Chen) J. L. Yang, Yen et Baum var. *intermedia* (Keng et S. L. Chen) L. B. Cai，毛鞘以礼草 *K*. *rigidula* (Keng et S. L. Chen) J. L. Yang, Yen et Baum var. *trichocolea* L. B. Cai，哈巴河以礼草 *K*. *habahenensis* Baum, Yen et J. L. Yang，窄颖以礼草 *K*. *stenachyra* (Keng et S. L. Chen) J. L. Yang, Yen et Baum，10、弯垂以礼草 *K*. *pendula* L. B. Cai。

组 3 **短穗组**

sect. 3 ***Hyalolepis*** (Nevski) L. B. Cai

穗状花序简短,一般长不超过 5 cm、宽大于 10 mm;小穗与穗轴离生;颖短于或长于邻接稃体的一半(芒除外);花药大都黑色;植株通常低矮。本组包含 7 种 3 变种,即:梭罗草 *K*. *thoroldiana* (Oliver) J. L. Yang, Yen et Baum var. *thoroldiana*，黑药以礼草 *K*. *thoroldiana* (Oliver) J. L. Yang, Yen et Baum var. *melanthera* (Keng) L. B. Cai，矮生以礼草 *K*. *nana* J. L. Yang, Yen et Baum，贵德以礼草 *K*. *guidenensis* Yen, J. L. Yang et Baum，无芒以礼草 *K*. *mutica* (Keng et S. L. Chen) J. L. Yang, Yen et Baum，糙毛以礼草 *K*. *hirsuta* (Keng et S. L. Chen) J. L. Yang, Yen et Baum var. *hirsuta*，善变以礼草 *K*. *hirsuta* (Keng et S. L. Chen) J. L. Yang, Yen et Baum var. *variabilis* (Keng et S. L. Chen) L. B. Cai，大河坝以礼草 *K*. *hirsuta* (Keng et S. L. Chen) J. L. Yang, Yen et Baum var. *tahopaica* (Keng et S. L. Chen) L. B. Cai，白塔林以礼草 *K*. *batalinii* (Krassn.) J. L. Yang, Yen et Baum，青海以礼草 *K*. *kokonorica* (Keng et S. L. Chen) J. L. Yang, Yen et Baum。

2 性状的演化趋势及类群的系统位置

对于以礼草属性状的演化趋势,作者(1999)在作该属系统发育的初步分析时,曾作过一些研究。但当时由于采用的性状较多,而且其中许多还是数量性状,因而分支分析的结果一致性系数较低,类群间的系统位置不完全准确,特别是属下种间的系统关系与进化系统学的分析结果有明显差异。所以本文在进行地理分布分析之前,着重兼顾进化学派的观点,将原来分支分析中演化意义较大的性状作进一步类群分析,以使地理分布的结果更符合客观事实,更科学、可靠。现根据外类群肃草 *Roegneria stricta* Keng 所具的性状状态进行对比，则两者兼用的性状及其进化趋势如下：

(a)植株高大,具 3~多节→植株矮小,具 1~2 节;

(b)穗状花序狭长,呈线形→穗状花序粗短,近呈卵圆形;

(c)小穗与穗轴近贴生,沿穗轴疏松排列→小穗与穗轴离生,沿穗轴密集排列;

(d)颖 5~多脉,长于邻接外稃的一半(芒除外)→颖 1~3 脉,明显短于邻接外稃的一半(芒除外);

(e)外稃背部疏生短刺（或光滑）→外稃背部密被长柔毛;

(f)花药长,黄色→花药短,黑色。

上述性状的演化趋势,如果重新落实在类群的系统位置上,则首先会得出与分支分析结果相一致的结论来。即以礼草属中植株高大（通常高于 50 cm）、花药黄色、颖体较长、小穗与穗轴贴生、花序细狭呈线形的狭穗组是最原始的类群;阔穗组的花序明显增宽、不呈线形,小穗与穗轴离生,颖出现了短于稃体一半的类型,花药也渐显黑色,是较进化的类

群;短穗组的植株低矮(通常低于40 cm),花药大都黑色,花序筒短、近乎卵圆形,小穗不仅与穗轴离生,而且沿穗轴排列十分紧密,颖多数短于稃体的一半,是属中最进化的组群。

所不同的是:在狭穗组中最原始的种可能是昭苏以礼草,因为昭苏以礼草在这些重要性状上几乎都是处于性状状态的原始阶段,尤其线形穗状花序的宽度在该组中是最为窄狭的;其次较原始的种可能是沙湾以礼草、疏穗以礼草、长颖以礼草和戈壁以礼草,这些种的一个明显特征是外稃毛均较昭苏以礼草有所增长变密;而该组中的和静以礼草、阿勒泰以礼草、显芒以礼草和阿赖以礼草,由于它们的穗状花序都有不同程度地密集,加之各个种还有各自的一些进化特征,从而显示出它们较为进化;其中阿赖以礼草具有小穗3~5花、颖通常5脉、脉上具纤毛、外稃芒弯曲的特征,可能是该组最进化的种。在阔穗组中,小穗排列稀疏的疏花以礼草、窄颖以礼草、光花以礼草、弯垂以礼草和大颖草显然是较原始的种,特别是疏花以礼草和光花以礼草的外稃疏生短刺或光滑,其演化程度更低;而小穗排列较密集的硬秆以礼草、喀什以礼草、帕米尔以礼草、哈巴河以礼草和塔克拉干以礼草应是较进化的种,且帕米尔以礼草的花序呈披针形或倒卵形、颖稃密被长柔毛,可能是该组进化程度最高的种。在短穗组中,尽管花序均很短、密,但其外观仍有差异,其中糙毛以礼草、贵德以礼草和白塔林以礼草的花序呈柱状而表现出原始性,矮生以礼草、青海以礼草、无芒以礼草以及梭罗草的花序呈椭圆状或卵圆状而显示进步性,尤其象梭罗草不仅花序极短、通常呈倒卵形,而且植株特别低矮,颖、稃毛密长,基本具备以礼草属性状演变的所有进化特征,实属该组、也是该属系统发育中最进化的类群。

3 地理分布

以礼草属是个凉温性的植物类群,仅分布于北半球的温带,分布区范围大致在北纬29°~48°、东经57°~104°之间。其分布东界在中国甘肃的永昌、天祝、康乐一线,西界到达伊朗的东北部地区,北界延伸至中国新疆的哈巴河,南界扩展到中国西藏和四川,即南缘在日土、仲巴、吉隆、堆龙德庆、昌都、甘孜、红原一带。分布的国家除中国外,还有哈萨克斯坦、吉尔吉斯斯坦、塔吉克斯坦、阿富汗和伊朗。此外,过去有关资料还提及,本属另有4种分布于俄罗斯西伯利亚、甚至北美(耿以礼,陈守良,1963),但据本文作者新近的调查、取证,认为上述地区不可能有这4种植物存在,故本文暂不予考虑。

以礼草属的分布区比较小,其类群多呈狭域分布,分布区常有明显重叠。其中,狭穗组分布于中国新疆、甘肃、青海以及哈萨克斯坦、吉尔吉斯斯坦、塔吉克斯坦、阿富汗和伊朗;阔穗组仅分布于中国,普遍见于新疆、青海、甘肃、四川及西藏;短穗组主要分布于青藏高原,只有两个种逸生于塔吉克斯坦或吉尔吉斯斯坦(图1)。在垂直分布上,狭穗组的海拔较低,一般不超过3000 m,例如昭苏以礼草海拔是1800 m;阔穗组中除哈巴河以礼草的海拔较低外,其他种的海拔均较高,一般在2300~4000 m之间;短穗组的海拔明显增升,普遍种高于3000 m,其中梭罗草海拔高度达5200 m。海拔分布的这种势态,也是由植物分布区域所局限,如低海拔的狭穗组主要呈远离或环绕青藏高原分布,高海拔的短穗组绝大多数类群适生在青藏高原上。

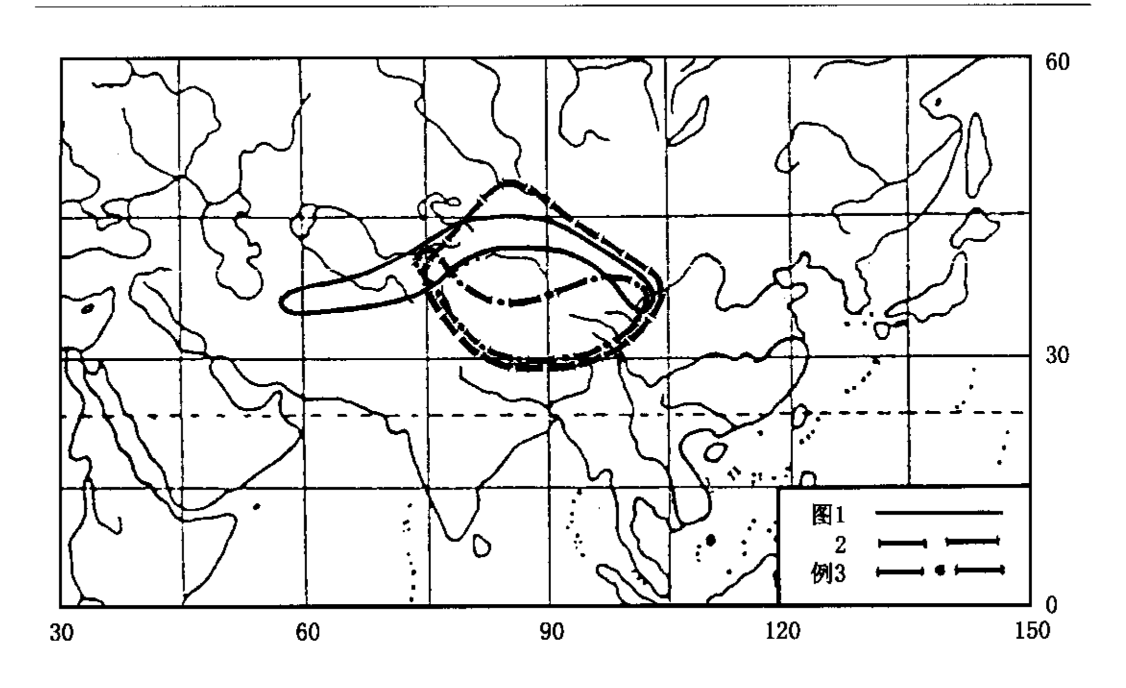


图1　以礼草属的地理分布　1. 狭穗组;2. 阔穗组;3. 短穗组

Fig.1　The distribution of the genus *Kengyilia*　1. sect. *Kengyilia*; 2. sect. *Stenachyra*; 3. sect. *Hyalolepis*

依据 Takhtajan(1978)的世界植物区系划分,以礼草属仅分布于泛北极域的东亚区和伊朗-土兰区。东亚区含6种,占总类群数(包括种和变种共32个)的18.8%,无特有种存在,专一生长于该区西康-云南省。伊朗-土兰区含26种6变种,占总类群数(种和变种)的100%,即全部类群均在该区生长,并且包含的特有类群数是26个,占总类群数的81.3%,而分布的省级单元为该区的西藏省(19种6变种)、准噶尔-天山省(13种)、中部天山省(3种)、土耳其斯坦省(3种)、土兰省(1种)和亚美尼亚-伊朗省(1种),即分布的主体区域在中国境内,类群最集中的地区是该区西藏省。

现知,以礼草属在中国共有23种6变种,分布于中国的西北和西南地区,属于吴征镒(1979)的中国植物区系分区中的泛北极植物区。但在该区类群分布极不均匀,仅见于4个亚区有分布,即欧-亚森林植物亚区、亚洲荒漠植物亚区、青藏高原植物亚区和中国-喜马拉雅森林植物亚区。就各个亚区而言,欧-亚森林植物亚区也仅分布在天山地区,青藏高原植物亚区仅分布在唐古特地区和帕米尔、昆仑、西藏地区,中国-喜马拉雅森林植物亚区仅分布在横断山脉地区。其国产类群的分布情况见表1。

从表1可以看出,国产以礼草属的29个类群(种和变种)在欧-亚森林植物亚区的天山地区分布7个,在亚洲荒漠植物亚区的中亚西部地区分布3个,中亚东部地区分布15个,在青藏高原植物亚区的唐古特地区分布18个,帕米尔、昆仑、西藏地区分布9个,在中国-喜马拉雅森林植物亚区的横断山脉地区分布6个。其中,欧-亚森林植物亚区主要分布的是狭穗组的5个种,其次是阔穗组的2个种;亚洲荒漠植物亚区分布最多的是阔穗组的6个种,其次是狭穗组的5个种,短穗组分布较少为4种2变种;青藏高原植物亚区分布最多的是短穗组,组内全部种类均生于该区,其次是阔穗组、分布7种3变种,狭穗组分

表1 以礼草属各个种和变种在中国植物区的分布

Table 1 The distribution of species and varieties of *Kengyilia* in floristic regions of China

分类群 Taxon		欧-亚森林植物亚区 Eurasia forest subkingdom	亚洲荒漠植物亚区 Asiatic desert subkingdom		青藏高原植物亚区 Qinghai-Xizang plateau subkingdom		中国-喜马拉雅森林植物亚区 Sino-Himalayan forest subkingdom
		天山地区 Tian Shan region	中亚西部地区 West central Asiatic region	中亚东部地区 East central Asiatic region	唐古特地区 Tangut region	帕米尔、昆仑、西藏地区 Pamir, Kunlun, Xizang region	横断山脉地区 Hengduan-shan region
sect. 1 *Kengyilia*	*K. gobicola*			+		+	
	K. longiglumis			+	+		
	K. zhaosuensis	+	+				
	K. shawanensis	+					
	K. laxistachya	+		+			
	K. hejingensis	+					
	K. obviaristata	+	+	+	+		
sect. 2 *Stenachyra*	*K. tahelacana*	+					
	K. pamirica			+			
	K. kaschgarica	+		+		+	
	K. grandiglumis var. *grandiglumis*			+	+		+
	K. grandiglumis var. *laxiuscula*					+	
	K. laxiflora			+	+		+
	K. leiantha				+		
	K. rigidula var. *rigidula*				+		+
	K. rigidula var. *intermedia*				+	+	
	K. rigidula var. *trichocolea*				+		
	K. habahenensis		+				
	K. stenachyra			+	+		+
	K. pendula				+		
sect. 3 *Hyalolepis*	*K. thoroldiana* var. *thoroldiana*			+	+	+	+
	K. thoroldiana var. *melanthera*			+	+	+	
	K. nana					+	
	K. quidenensis				+		
	K. mutica			+	+		+
	K. hirsuta var. *hirsuta*			+	+	+	
	K. hirsuta var. *variabilis*				+		
	K. hirsuta var. *tahopaica*			+	+		
	K. kokonorica			+	+	+	
类群数 No. of taxa		7	3	15	18	9	6

布最少、仅3个种；而中国-喜马拉雅森林植物亚区无狭穗组分布，仅分布阔穗组的4个种和短穗组的2个种。

4　现代分布中心

以礼草属的地理分布表明，该属主要分布在中国，在32个类群(种和变种)中，国外仅有4个类群，即阿勒泰以礼草、阿赖以礼草、矮生以礼草和白塔林以礼草，其中矮生以礼草同时还分布于中国，致使中国现有类群是29个，占全属类群的90.6%。中国的类群主要分布于青藏高原植物亚区，共计22个，占全属类群的68.8%，占中国类群的75.9%；其次分布于亚洲荒漠植物亚区，共计17个，占全属类群的53.1%，占中国类群的58.6%；其他还有两个亚区分布都很少，分别仅有6～7个。由此可见，我国的青藏高原地区是该属的多度中心；亚洲荒漠植物亚区与青藏高原植物亚区相邻，且含共有类群较多(13个)，所以该亚区隶属的新疆、甘肃地区仅是环绕这一多度中心的边缘区。

此外，青藏高原植物亚区分布的22个类群，分属于以礼草属的3个组，即这一亚区既有原始的狭穗组，又有较进化的阔穗组和最进化的短穗组。而且，在各个组中原始和进化的种皆有分布。如狭穗组中长颖以礼草、戈壁以礼草属于原始的种，显芒以礼草属于进化的种。阔穗组中疏花以礼草、光花以礼草、窄颖以礼草等为原始的类群，喀什以礼草、硬秆以礼草为进化的类群。短穗组中糙毛以礼草、贵德以礼草表现较为原始，而矮生以礼草、青海以礼草、梭罗草等表现较为进化，尤其梭罗草还是本属最进化的类群。由此进一步说明，青藏高原地区又是该属植物的多样化中心。鉴于此，根据确定分布区中心的两条原则(路安民，1982; Wulff，1943)，则青藏高原地区应是以礼草属植物的现代分布中心。

5　可能的起源地

探讨以礼草属的起源地是十分困难的，特别是在化石资料缺乏的条件下，一般是借助现存类群的分布格局、它们与近缘属的关系、以及地史气候的变迁等来进行推证。已有资料认为以礼草属的分布中心在青藏高原，但笔者认为青藏高原并非一定就是该属的起源中心。因为起源中心集中有更古老和更原始的种型(王荷生，1992；Wulff，1943)，青藏高原虽然分布有该属的原始种型，但仅有狭穗组3个种，而它们都不是该组最原始的，在青藏高原上也不是特有的。而青藏高原分布的主要是较进化的阔穗组和最进化的短穗组类群，尤其短穗组的各个种均分布于青藏高原，有的种分布相当普遍。其中最进化的梭罗草是青藏高原高海拔境域的广布种。相应另一方面，以礼草属的原始类型主要集中在新疆的天山地区和亚洲荒漠植物地区，特别是天山地区分布比例最高。天山地区分布的7个种中，5个种为狭穗组类群，2个种为阔穗组类群，而没有最进化的短穗组类群；在狭穗组的5个种中有3个在全属都是很典型的原始种，如最原始的昭苏以礼草仅生长于天山的昭苏、特克斯县一带，其形态与鹅观草属 *Roegneria* 植物相似。鹅观草属是以礼草属的外类群(蔡联炳，1999)，并被认为以礼草属派生于鹅观草属(陈守良等，1991)，现鹅观草属的分布区早已跨及整个天山南北，其中一些类群如新疆鹅观草 *R. sinkiangensis* (D. F. Cui) L. B. Cai、直穗鹅观草 *R. turczaninovii* (Drob.) Nevski、裸穗鹅观草 *R. nudiuscula* L. B. Cai 等不仅在形态上与最原始的昭苏以礼草非常接近，而且在海拔、生境上也基本一致。

可见以礼草属由与鹅观草属植物相似的祖先在天山地区(很可能在中天山地段)派生出来是有可能的。况且,天山地区自古生代以来地壳运动就很活跃,其间历经了古天山的隆起与夷平、现代天山的抬升及冰川雕刻等过程(中国科学院新疆地理研究所,1986),而新植物的繁衍往往是在环境条件发生重大变革的地域或时期发生,所以参照以礼草属原始类群的分布,唯有天山地区在历史上是个位置特殊、地理复杂、生态条件起伏较大的区域,是极易促成以礼草属植物发生、繁衍的适宜境地。

6 大概的起源时间

如果以礼草属起源于天山地区,那么它的发生时间应与天山的地史、气候变迁相吻合。

我们知道,天山地区在中生代之前海陆分布多变,这对于旱生性较强的以礼草属来说,是不可能在水域环境中滋生、繁衍的。从中生代起至新生代的早第三纪末,天山地区的地壳运动趋于平缓,原来高耸的山脉已剥蚀、夷平形成准平原,此时天山地区的地貌与周围区域相似,无重大的环境变迁,也不能引发以礼草属植物的自然创生。后来到了新生代的晚第三纪,乃至第四纪初(更新世),由于天山准平原的急度抬升,地域、环境发生了大的变化,具备了新类群创生的基本条件,因而以礼草属在此期间诞生是极可能的。

再者,从气候上看,早第三纪末(渐新世)之前,天山地区属于湿热的亚热带气候(中国科学院新疆地理研究所,1986),以礼草属作为凉温性的植物,也不能在此气候条件下生长发育。而从早第三纪末开始,直至晚第三纪末(上新世),天山地区的气候才逐渐向干旱、凉爽的温带过渡,才逐步实现以礼草属繁衍、延生的自然条件。当然,随着天山的继续隆升,气候也渐更寒旱,冰川的作用也愈加强,从而限制了以礼草植物的高海拔攀升。当冰川作用剧烈时,以礼草属植物也不得不退居在低山丘陵或山前倾斜平原,相应这些地方也就成了该属植物的避难场所。

另外,根据禾本科的化石记录,禾本科确切无疑的化石是第三纪沉积物中的颖果和花粉,其形态与今天南美地区的 *Piptochaetium* J. S. Presl 和 *Phalaris* L.等的颖果和花粉相似(胡成华等,1990),可这些属在禾本科中都不算很进化的类群,很进化的类群是禾本科中具穗状花序的小麦族类群(蔡联炳,郭延平,1995~1996)。显然,作为小麦族一员的以礼草属起源于晚第三纪或第四纪初是可能的。现小麦族中绝大多数属还不知其起源时间,过去有过报道的仅知有大麦属 *Hordeum*,也是起源于第三纪(蔡联炳,郭本兆,1988),但依照小麦族小穗的演化趋势(郭延平,郭本兆,1991; 郭本兆,王世金,1981),大麦属穗轴节上着生的是三联小穗,比之穗轴节上着生单生小穗的以礼草属来也要原始些,而上述对以礼草属起源时间的推测也与此相吻合。

7 现代分布格局的形成

天山的隆升促成了以礼草属的新生,同时也造就了以礼草属的温凉习性。一般认为,天山山脉的垂直上升,缘于地壳水平运动的挤压,即插入亚洲板块之下的印度板块继续向北顶冲,跟亚洲大陆总体向南运动产生南向压应力相互作用形成的(中国科学院新疆地理研究所,1986),其结果不仅造成天山山体的抬升,而且还造成了天山南面的塔里木古陆和

北面的准噶尔古陆下降，形成气候干热的塔里木盆地和准噶尔盆地。由于盆地环境与天山相异，无疑对喜于温凉气候的以礼草属植物的分布起着明显的阻限作用，迫使它们仅能沿着具有温凉气候的途径向周围区域扩散。同时，伴随扩散路线的拓展，一些不同演化级次的类群也逐个被派生出来，从而形成与类群进化趋势相对称的属的现代分布格局。

根据以上情况，可以推测以礼草属主要的散布途径可能有3条：一条是沿天山西部山脉、经帕米尔高原向西南方向扩散的途径，其代表植物有狭穗组的戈壁以礼草、阿赖以礼草，阔穗组的喀什以礼草、帕米尔以礼草等；第二条是沿天山东部山脉、顺着祁连山脉向东南方向行进的途径，其代表植物有狭穗组的显芒以礼草，阔穗组的大颖草、窄颖以礼草等；第三条是经阿拉套山、沿巴尔鲁克山、乌日可下亦山向北偏东方向浸展的途径，其代表植物为阔穗组的哈巴河以礼草(图2)。

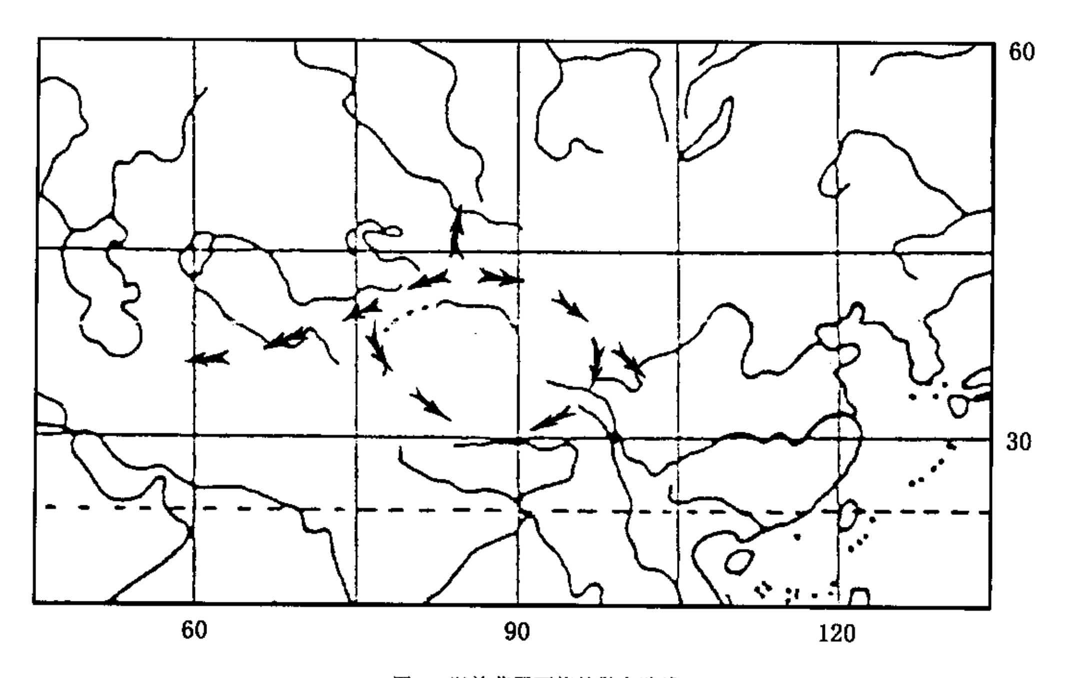


图2 以礼草属可能的散布路线
Fig.2 The possible dispersal routes of the genus *Kengyilia*

上述3条途径中，又以西南向途径最主要，东南向途径次之，北向途径最次。因为天山山脉隆升之前，青藏高原就已开始抬升(大约起自早第三纪的始新世)，在天山隆升、以礼草属植物产生之后，西南天山、帕米尔一带的高海拔"路桥"业已形成，此时新生的以礼草属植物即可沿温凉"路桥"向西向南扩散；东边的祁连山脉隆升虽与天山基本一致，但两者间当时的哈密盆地地域广阔，推延了该属植物的东向南下；而天山以北、准噶尔盆地以西的山系，毫无疑问隆升较晚，是造成这一路径扩散迟缓、植物类群稀少的重要原因。不过，正是青藏高原抬升较早，在以礼草属植物经西南向和东南向途径扩至高原两侧时，青藏高原的地势已很高亢，过去湿润、炎热的气候逐渐消失，而代之以起的是干燥、温凉的气候，适宜于以礼草属的生长，于是以礼草属植物从两面进发，占领高原的最适地区。后来随着海拔的进一步增高，气候也渐更寒旱，以礼草属分化出了新的类群短穗组。短穗组植

物花序简短、小穗排列紧密、外稃密被长柔毛，具有较强的抗寒、抗旱性能，因而在青藏高原上得到发展，同其他组植物一起形成现代分布中心。其中，最进化的梭罗草植株特别低矮（通常5～20 cm），叶片内卷、近基生，花序卵圆形，颖、稃毛浓密粗长，其抗寒适应能力更强，占据高原地区的最高海拔区，是青藏高原恶劣环境的征服者。

致谢　本文初稿承路安民教授审阅、修改，谨此深表谢忱。

参 考 文 献

王荷生，1992. 植物区系地理. 北京：科学出版社. 1～180

Baum B R, Yen C(颜济), Yang J-L(杨俊良), 1991. *Kengyilia habahenensis* (Poaceae: Triticeae) —— a new species from the Altai mountains, China. Pl Syst Evol, 174: 103～108

Cai L-B(蔡联炳), Kuo P-C(郭本兆), 1988. The studies on evolution and geographical distribution of the genus *Hordeum* in China. Acta Bot Boreal-Occident Sin (西北植物学报), 8(2): 73～84

Cai L-B(蔡联炳), Cui D-F(崔大方), 1995. New taxa of the genus *Kengyilia* from China. Bull Bot Res(植物研究), 15(4): 422～427

Cai L-B(蔡联炳), Guo Y-P(郭延平), 1995～1996. Studies on constituent cells of leaf epidermis, systematics and phylogenetic path of the family Poaceae. Acta Bot Boreal-Occident Sin (西北植物学报), 15(4): 323～335, 16(1): 65～72

Cai L-B(蔡联炳), 1996a. Two new combinations in *Kengyilia* (Poaceae). Novon, 6: 142～143

Cai L-B(蔡联炳), 1996b. Three new species of Gramineae from China. Guihaia (广西植物), 16(3): 199～202

Cai L-B(蔡联炳), Zhi L(智力), 1999. A taxonomical study on the genus *Kengyilia* Yen et J. L. Yang. Acta Phytotax Sin (植物分类学报), 37(5): 451～467

Cai L-B(蔡联炳), 1999. A phylogenetic analysis of *Kengyilia* (Poaceae). Acta Bot Boreal-Occident Sin(西北植物学报), 19(4): 707～714

Chen S-L(陈守良), Jin Y-X (金岳杏), Wu Z-J(吴竹君), 1991. On the leaf epidermis of gen. *Kengyilia* (Gramineae) in relation to its taxonomical significance. Bull Nanjing Bot Gard Mem Sun Yat Sen (南京中山植物园研究论文集), 1991: 1～6

Chen S-L(陈守良), 1994. Notes on Chinese Gramineae. Bull Bot Research(植物研究), 14(2): 139～143

Guo Y-P(郭延平), Guo B-Z(郭本兆), 1991. Studies on relationships among the genera and phylogenesis of the tribe Triticeae. Acta Bot Boreal-Occident Sin(西北植物学报), 11(2): 159～169

Hu C-H(胡成华), Gao Z-S(高兆杉), An S-Q(安树清) *et al.*, 1990. Studies on the origin of the family Gramineae. J Nanjing Univ(南京大学学报, 自然科学), 26(1): 95～100

Keng Y-L (耿以礼), Chen S-L(陈守良), 1963. A revision of the genus *Roegneria* C. Koch of China. J Nanjing Univ (南京大学学报, 自然科学), 3(1): 1～92

Kuo P-C(郭本兆), Wang S-J(王世金), 1981. Researches on the evolution of the inflorescence and the generic relationships of the Triticeae in China. Acta Bot Boreal-Occident Sin(西北植物学报), 1(1): 12～19

Lu A-M(路安民), 1982. On the geographical distribution of the Juglandaceae. Acta Phytotax Sin(植物分类学报), 20(3): 257～274

Takhtajan A, translated by Huang G-C(黄观程译), 1978. The Regionalization of the World Flora. Beijing: Science Press. 1～311

Wu C-Y(吴征镒), 1979. The regionalization of Chinese flora. Acta Bot Yunnan(云南植物研究), 1(1): 1～22

Wulff E V, translated by Zhong C-X, Zhang M-Z(仲崇信和张梦庄译), 1943. An Introduction to Historical Plant Geography. Beijing: Science Press. 1～274

Xinjiang Institute of Geography, the Chinese Academy of Sciences (中国科学院新疆地理研究所), 1986. Evolution of Mountain Body of Tianshan Mountains. Beijing: Science Press. 1～188

Yang J-L(杨俊良), Yen C (颜济), 1992. A new species of *Kengyilia* from Xinjiang, China. J Sichuan Agri Univ (四川农业大学学报), 10(4): 566～569

Yang J-L(杨俊良), Yen C(颜济), Baum B R, 1992. *Kengyilia*: synopsis and key to species. Hereditas, 116: 25

~28

Yang J-L(杨俊良), Yen C (颜济), Baum B R, 1993. Three new species of the genus *Kengyilia* (Poaceae: Triticeae) from West China and new combinations of related species. Can J Bot, 71: 339 ~ 345

Yen C (颜济), Yang J-L (杨俊良), 1990. *Kengyilia gobicola*, a new taxon from west China. Can J Bot, 68: 1894 ~ 1897

Yen C(颜济), Yang J-L(杨俊良), Baum B R, 1995. *Kengyilia guidenensis* (Poaceae: Triticeae), a new species from western China. Novon, 5: 395 ~ 397

（责任编辑 白羽红）

《植物分类学报》参考文献引证格式

例 1: Abell B C, Tagg R C, Push M, 1954. Enzyme catalyzed cellular transamination. In: Round A F ed. Advances in Enzymology. 3rd ed. New York: Academic Press. 2: 125 ~ 147

例 2: Erdtman G, 1952. Pollen Morphology and Plant Taxonomy——Angiosperm. (王伏雄和钱南芬译, 1962. 花粉形态与植物分类.北京：科学出版社. 50 ~ 76)

例 3: Grant V, 1963. Origin of Adaptation. New York: Columbia University Press. 1 ~ 5

例 4: Soltis D E, Haufler C H, Darrow D C *et al*., 1983. Starch gel electrophoresis of ferns: A compilation of grinding buffers, gel and electrode buffer, and staining schedules. Amer Fern J, 73(1): 9 ~ 29

例 5: Wu Z -Y(吴征镒), 1979. The regionalization of Chinese Flora. Acta Bot Yunnan (云南植物研究), 1(1): 1 ~ 22

例 6: Wang F-X(王发祥), Liang H-B(梁惠波), 1996. Cycads in China. Guangzhou: Guangdong Sci. & Tech. Press. 3 ~ 10

说明：

1. 论文末尾的参考文献表：(1) 中文文献如有英文标题应以英文著录，但作者姓名和刊物名称需有中文对照(例5,6)。如文献本身确无英文标题就用中文,不必译成英文。原则上文中只引所见原文献;如未见原文献,最好采用"转引自……"的方式,文末只引所见文献。(2) 著者3个以内(含3个)要全列(例1)，3个以上的部分用"等"(*et al*.)表示(例4)。(3) 文献的排列以汉、西、俄等文字及作者姓氏的首字母为序。姓列名前，姓首字母大写，名缩写，不加缩写点。中国作者为双名者，两缩写字母间以对开号(-)相连(例6)。(4) 图书要写版次(初版不写)(例1)，请注意按格式写清楚"出版社地点:出版社名.卷(册):页"(例1,2)。(5) 论文题目的第一字母大写,余小写(例1,4);书(包括论文集)名每个实词首字母大写,余小写(例1,6)。其他文种大小写按该文种习惯。(6) 论文集里的论文引用见例1。其中,中文用"见:",英文用"In:"; 一个作者用ed(例1)，多作者用eds。(7) 译文引用见例2。(8) 引用同一著者在同一年出版的多篇文献时，出版年后可加小写字母a,b,c...区别。(9) 请注意标点符号及文献条目中各项的位置(例1~例6)。(10) 文末所列参考文献与论文中标注的参考文献应一致。

2. 在论文中标注所引用的参考文献：(1) 1~2个著者的文献酌情用"吴征镒和王荷生(1983)"或"(蔡霞,胡正海,2000)"的形式。例:"吴征镒和王荷生(1983)认为：......"，"......认为木兰属与木莲属......(蔡霞,胡正海,2000)"。(2) 标注3个以上(含3个)著者的文献，用"(王文采等,1990)、(Soltis *et al*., 1983)"的形式。(3) 标注多篇文献时，按出版年由近至远排列。例:"早期研究工作者(Green, 1992; Smith, 1982; Tuck,1899) 已经得出......"。